

Relaciones entre la comunidad de anfípodos y las macroalgas a las que están asociados, en una plataforma rocosa del litoral central de Venezuela

Y. Ayala y A. Martín

Laboratorio y Colección de Crustáceos Peracáridos. Departamento de Estudios Ambientales e Intecmar. Universidad Simón Bolívar. Apartado postal 89000. Sartenejas-Baruta, Venezuela. Correo electrónico: amartinz@usb.ve

Recibido en enero de 2003. Aceptado en diciembre de 2003.

RESUMEN

Se han estudiado las relaciones existentes entre la comunidad de anfípodos de una plataforma rocosa y siete especies de macroalgas a las que se asocian y que son morfológicamente diferentes: *Centroceras clavulatum* (C. Agardh, 1822); *Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus, 1753); *Gracilaria cervicornis* (Turner, 1808-1809); *Sargassum platycarpum* Montagne, 1856; *Padina gymnospora* (Kützinger, 1859); *Ulva fasciata* Delile, 1813 y *Laurencia filiformis* (C. Agardh, 1822). La complejidad del alga se caracterizó mediante las variables biométricas: biomasa (peso húmedo y seco), volumen desplazado, sedimentos retenidos y dimensión fractal. Se identificaron 696 ejemplares de las especies *Hyale media* (Dana, 1853); *H. pygmaea* Ruffo, 1950; *Ampithoe marcuzzii* Ruffo, 1954; *Batea carinata* Shoemaker, 1926; *Bemlos unicornis* (Bynum y Fox, 1977); *Elasmopus rapax* Costa, 1853 y *E. pocillimanus* (Bate, 1862). La mayor diversidad se registró en las algas más complejas (*S. platycarpum* y *P. gymnospora*). Respecto a la correspondencia entre los anfípodos y la complejidad morfológica de las macroalgas, se ha constatado que, de las diferentes variables biométricas analizadas, la dimensión fractal es la más adecuada para explicar los patrones de diversidad y abundancia de las especies.

Palabras clave: Diversidad, crustáceos, anfípodos, algas, complejidad morfológica, Venezuela.

ABSTRACT

Relationships between the amphipod community and its associated macroalgae on a rocky shelf off the central Venezuelan coast

The present paper examines the relationships between the amphipod community on a rocky shelf off the central Venezuelan coast and seven species of associated algae which are morphologically different: *Centroceras clavulatum* (C. Agardh, 1822); *Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus, 1753); *Gracilaria cervicornis* (Turner, 1808-1809); *Sargassum platycarpum* Montagne, 1856; *Padina gymnospora* (Kützinger, 1859); *Ulva fasciata* Delile, 1813; and *Laurencia filiformis* (C. Agardh, 1822). The complexity of each alga was determined using different parameters: biomass (wet and dry weight), displaced volume, weight of sediments attached to the algae matrix, and fractal dimension. A total of 696 specimens were identified, of the species *Hyale media* (Dana, 1853); *H. pygmaea* Ruffo, 1950; *Ampithoe marcuzzii* Ruffo, 1954; *Batea carinata* Shoemaker, 1926; *Bemlos unicornis* (Bynum and Fox, 1977); *Elasmopus rapax* Costa, 1853; and *E. pocillimanus* (Bate, 1862). The highest species diversity was observed in the algae with the greatest morphological complexity (*S. platycarpum* and *P. gymnospora*). Regarding correspondence between the amphipods and the morphological complexity of the different macroalgae, we found that the fractal dimension was the best parameter for explaining the patterns of diversity and abundance of the amphipod species.

Keywords: Diversity, Crustacea, Amphipoda, algae, morphological complexity, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Diversos estudios han demostrado que la heterogeneidad del sustrato juega un papel importante en la estructura de las comunidades marinas epibentónicas (Johnson, 1970; Dean y Connell, 1987b; Edgar, 1992; Taylor y Cole, 1994). Los patrones de distribución, riqueza y abundancia de la epifauna presente en los litorales rocosos se amplían a medida que existe una mayor diversidad de macroalgas, que al proveer de sitios de refugio y protección, permiten el aumento de la complejidad del sustrato y, por tanto, fomentan una mayor diversidad de organismos (Connell, 1972).

La abundancia y la distribución de las especies presentes en los litorales rocosos están también influidas por la configuración y la complejidad morfológica del alga huésped (Dean y Connell, 1987b; Buschmann, 1990; Viejo, 1999; Bartholomew, Díaz y Cicchetti, 2000); así, la existencia de algas diferenciadas morfológicamente proporciona tipos de hábitat de diferente calidad, incrementando el número de nichos y, en consecuencia, permitiendo la coexistencia de más especies (Dean y Connell, 1987b; Virnstein y Howard, 1987).

Dean y Connell (1987a) estudiaron diferentes etapas sucesionales de las algas de una plataforma rocosa y concluyeron que la etapa sucesional media poseía mayor diversidad de organismos porque la amplia variedad de algas proporcionaban mayor refugio y mejor protección a los invertebrados asociados a éstas. Abele (1974, 1976), Spight (1977) y Menge, Lubchenco y Ashkenas (1985), trabajando con crustáceos decápodos, moluscos e invertebrados asociados a algas, respectivamente, describen la relación existente entre la riqueza de especies y la heterogeneidad espacial: si aumenta la complejidad del hábitat, aumenta también la riqueza de las especies. Hicks (1977a,b, 1980, 1982) también observó correlaciones positivas entre la complejidad de macroalgas y la diversidad de copépodos en zonas intermareales.

En las comunidades de invertebrados asociados a algas es posible medir la complejidad del sustrato mediante las diferencias morfológicas de las macroalgas estudiadas; para ello, se pueden analizar diferentes variables biométricas estructurales ya utilizadas por varios autores, como la biomasa y el área superficial (Stoner, 1980), el volumen desplazado (Bartholomew, Díaz y Cicchetti, 2000), o el conjunto de todas ellas (Dean y Connell, 1987a-c;

Hacker y Steneck, 1990); también, a través de la forma de las algas (Littler, Taylor y Littler, 1983; Hernández, 1984; Tararam, Wakabara y Leite, 1986; Metaxas, Hunty y Scheibling, 1994), su longitud, anchura y grado de ramificación (Edgar, 1983a), y la dimensión fractal (Bradbury y Reichelt, 1983; Gee y Warwick, 1994; Vizoso, 1996).

Los anfípodos representan un grupo abundante de la fauna presente en las macroalgas asociadas a los sustratos rocosos, sobre todo en la zona intermareal (Tararam, Wakabara y Leite, 1986; Lewis, 1987). Los patrones de abundancia y diversidad de anfípodos dependen, principalmente, de la interacción con sus depredadores (Nelson, 1979), de la exposición al oleaje y la complejidad del hábitat (Fenwick, 1976; Wakabara, Tararam y Takeda, 1983; Virnstein y Howard, 1987; Naim, 1988; Chavanich y Wilson, 2000) y, finalmente, de la diversidad de recursos y la tolerancia fisiológica (Stoner, 1980; Poore, 1994).

Esta investigación pretende ampliar el estudio de las relaciones existentes entre la comunidad de anfípodos asociados a diferentes macroalgas presentes en una plataforma rocosa y establecer las asociaciones entre dichos crustáceos y las características morfológicas de las algas.

MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo se efectuó en una plataforma rocosa de las costas del estado de Vargas (en el litoral central), situada frente a la población de Taguao (10° 34' 44" N, 67° 06' 08" O), en Venezuela. El estudio se restringió sólo a la colección de muestras obtenidas en la zona de las terrazas superiores de la plataforma, caracterizadas por intervalos muy cortos de inmersión y emersión, porque es allí donde se encuentran la mayor diversidad y abundancia de macroalgas y, además, el impacto del oleaje es moderado (Ardito, 1994).

Colección de muestras

Durante el trabajo de campo (en julio de 2001) se colocó sobre la plataforma un trazado paralelo a la línea de costa y marcado cada medio metro; mediante una cuadrícula de 0,25 m × 0,25 m dividida en cuadrantes se recogieron 20 réplicas de las macroalgas seleccionadas aleatoriamente; así, se obtu-

vieron ejemplares de una amplia variedad de tamaños y se evitaba sesgar el muestreo.

Sobre la base de las investigaciones de Ardito (1994) y Vizoso (1996), se seleccionaron siete especies de algas: *Ulva fasciata* Delile, 1813, *Sargassum platycarpum* Montagne, 1856, *Padina gymnospora* (Kützinger, 1859), *Laurencia filiformis* (C. Agardh, 1822), *Centroceras clavulatum* (C. Agardh, 1822), *Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus, 1753) y *Gracilaria cervicornis* (Turner, 1808-1809) (a las que designaremos, respectivamente, por *Ulv-fas*, *Sar-pla*, *Pad-gym*, *Lau-fil*, *Cen-cla*, *Ent-int* y *Gra-cer*). Las algas fueron cubiertas con una bolsa de material plástico, que se cerraba manualmente con el alga en su interior evitando la pérdida de organismos; posteriormente, se extraía el alga procurando que conservara, incluso, los órganos de fijación (Vizoso, 1996).

Las muestras recolectadas fueron fijadas en formol al 5 % y teñidas con rosa de bengala; en el laboratorio fueron transferidas a alcohol al 70 % para su conservación. Los anfípodos encontrados fueron identificados, fundamentalmente, según Barnard (1969), Galán (1984), Barnard y Karaman (1991), Ortiz (1994) y Díaz (2001).

Análisis de las diferentes variables biométricas de las algas seleccionadas

Se determinaron cinco características de la estructura física de las macroalgas para cada especie de las mismas: peso húmedo, peso seco, volumen desplazado, sedimentos asociados a la matriz y dimensión fractal, siguiendo para este último caso el método de la dimensión de cuadrícula (Box-Counting dimension) (Vizoso, 1996).

El peso húmedo se determinó con una balanza debidamente calibrada, y para la obtención del peso seco cada réplica fue secada a 100 °C durante 48 horas y posteriormente pesada. Para calcular la cantidad de sedimentos asociados a la matriz de cada macroalga se separaron éstos de las réplicas lavándolas cuidadosamente (simultáneamente, se extrajeron los anfípodos presentes) y envasando los sedimentos, procurando minimizar la pérdida de fauna o sedimento en el proceso; luego, se siguió la metodología descrita por APHA, AWWA y WPCF (1985).

La determinación del volumen desplazado se efectuó colocando un fragmento de cada réplica de cada macroalga seleccionada (de peso húmedo conocido) en un cilindro graduado y con agua, mi-

diendo el volumen desplazado de agua en la inmersión y extrapolando este valor al peso húmedo total de la macroalga (Dean y Connell, 1987b).

La comunidad de anfípodos se caracterizó mediante la densidad estandarizada al número de individuos por 10 g de peso húmedo (Dean y Connell, 1987a; Tararam, Wakabara y Leite, 1986), el índice de diversidad de especies de Shannon-Wiener (pero con valores expresados en unidades del número de especies –número de Hill–) (Krebs, 1989) y la abundancia relativa; a estos parámetros de los anfípodos se les aplicó un análisis de regresión frente a las variables biométricas estructurales de las algas (peso húmedo, peso seco, volumen desplazado, sedimentos asociados a la matriz y dimensión fractal).

Los valores de biomasa de cada réplica en las diferentes macroalgas (peso húmedo y seco) fueron transformados mediante logaritmo, y la densidad se transformó mediante la raíz cuadrada del número de individuos por muestra; con estas conversiones se consiguen relaciones lineales entre estas magnitudes. El análisis de regresión se realizó paso a paso, ya que las variables estructurales de las algas podrían variar en conjunto (Dean y Connell, 1987b).

RESULTADOS

Complejidad estructural de las algas

La macroalga de mayor peso húmedo en promedio fue *S. platycarpum*, con un valor de $15,90 \pm 5,88$ g; la de menor peso húmedo en promedio fue *U. fasciata*, que pesó $4,01 \pm 1,31$ g (figura 1a). El resto de las macroalgas presentaron valores medios que oscilaron entre 5 y 11 g. Por otra parte, *U. fasciata* fue la que menor peso seco tuvo ($2,68 \pm 0,38$ g), mientras que *L. filiformis* presentó los mayores valores ($4,76 \pm 1,21$ g).

Si se comparan las diferencias entre el peso húmedo y el peso seco de cada macroalga se puede observar que *S. platycarpum*, *L. filiformis* y *G. cervicornis* son algas que tienden a retener mucha agua, lo que se debe, principalmente, a sus morfologías. *Centroceras clavulatum* y *Enteromorpha intestinalis* son macroalgas filamentosas y de poca ramificación, por lo que era razonable esperar que las diferencias entre peso húmedo y seco fueran menores (figura 1).

En cuanto a los sedimentos asociados a las matrices de las macroalgas, *E. intestinalis* obtuvo el mayor valor,

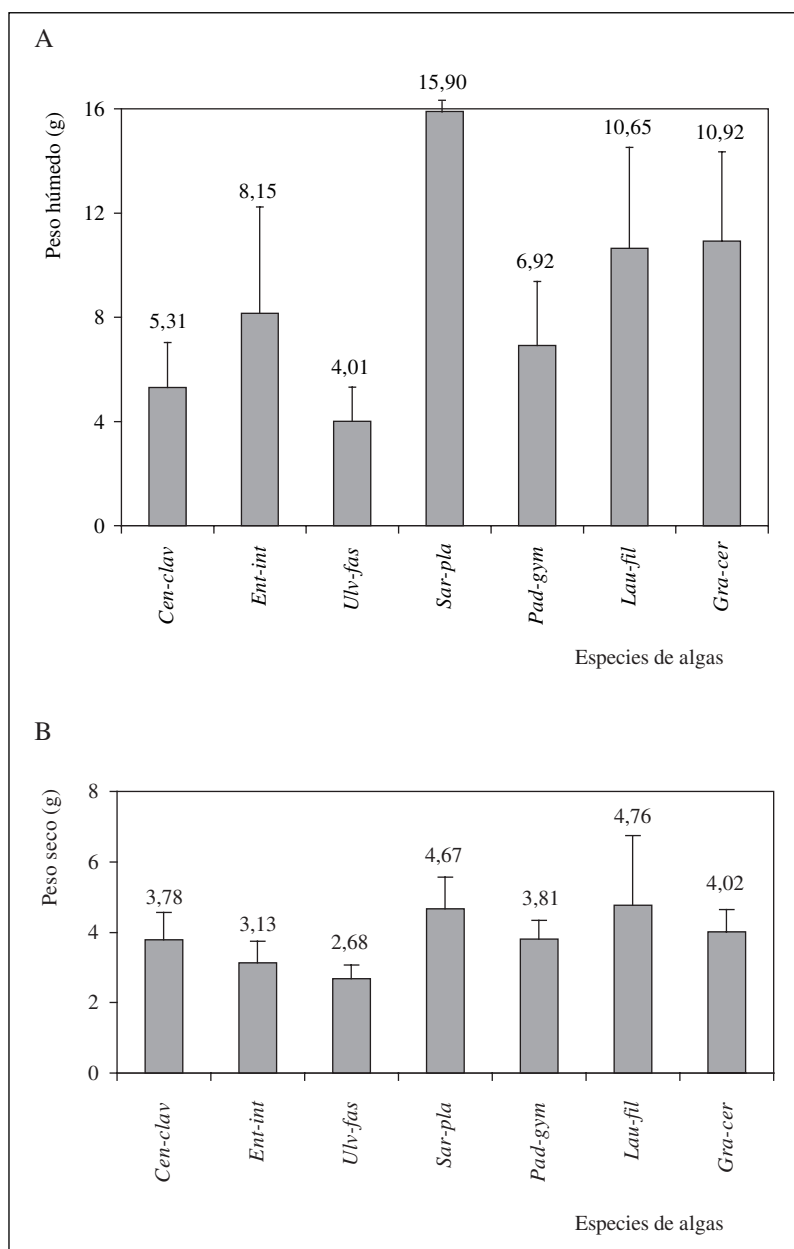


Figura 1. Valores promedio de peso húmedo (A) y de peso seco (B) de cada una de las macroalgas seleccionadas.

con un peso promedio de $4,02 \pm 6,51$ g, seguida de *C. clavulatum* con $2,48 \pm 1,77$ g. Cabe destacar que *U. fasciata*, *S. platycarpum* y *G. cervicornis* fueron las tres macroalgas que poseían menor cantidad de sedimentos asociados, ya que sus valores fueron $0,12 \pm 0,14$ g, $0,24 \pm 0,32$ g y $0,19 \pm 0,43$ g, respectivamente (figura 2a).

S. platycarpum y *L. filiformis* fueron las algas que mayor volumen desplazaron ($11,91 \pm 4,93$ ml y $9,85 \pm 4,15$ ml) (figura 2b); *E. intestinalis* y *C. clavulatum* casi no desplazaron agua ($2,21 \pm 2,12$ ml y $2,27 \pm 0,96$ ml, respectivamente).

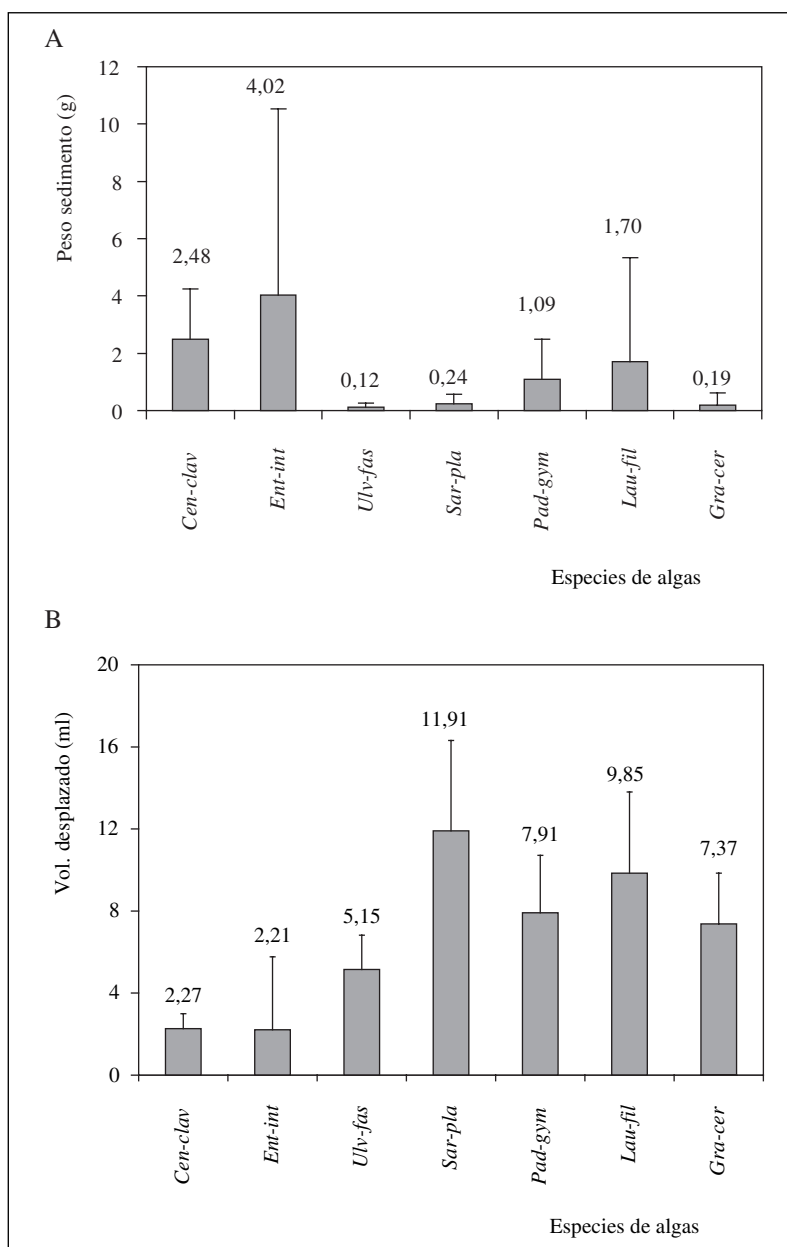
Las siete especies de algas pueden clasificarse en tres grupos de acuerdo a los valores de la dimen-

sión de cuadrícula (figura 3): algas simples (cuyos valores oscilan alrededor de 1,4), algas medianamente complejas (con valores de 1,5) y algas complejas (con valores de 1,6), valores que, ordenados de manera ascendente, proporcionan la siguiente disposición de las algas seleccionadas:

$$Ulv-fas < Cen-cla < Gra-cer < Ent-int < Lau-fil < Sar-pla < Pad-gym$$

La dimensión fractal parece ser independiente de las demás variables estructurales evaluadas (figura 4), ya que los valores obtenidos para las co-

Figura 2. Valores promedio de los sedimentos asociados (A) y del volumen (Vol.) desplazado (B) de cada una de las macroalgas seleccionadas para el estudio.



relaciones no son significativas (oscilan entre $-0,44$ y $-0,006$): el tamaño, el volumen que desplaza y la cantidad de sólidos retenidos por la matriz son irrelevantes en el grado de complejidad del alga seleccionada, que depende únicamente de la especie de alga y viene dado por su morfología. También se ha concluido que existe cierta relación del peso seco y el volumen desplazado con los sedimentos asociados a las algas en conjunto (figura 4), es decir: a medida que las algas poseen mayor biomasa, se tiene, entonces, mayor volumen desplazado y mayor cantidad de sedimentos asociados a las matrices de las mismas.

Composición de la comunidad de anfípodos

Se identificaron en total 696 individuos pertenecientes a siete especies de anfípodos, agrupadas en cinco familias y cinco géneros: *Ampithoe marcuzzii* Ruffo, 1954, *Batea carinata* Shoemaker, 1926, *Bemlos unicornis* (Bynum y Fox, 1977), *Hyale media* (Dana, 1853), *H. pygmaea* Ruffo, 1950, *Elasmopus pocillimanus* (Bate, 1862) y *E. rapax* Costa, 1853 (a las que designaremos, respectivamente, por *Amp-mar*, *Bat-car*, *Bem-uni*, *Hya-med*, *Hya-pig*, *Ela-poc* y *Ela-rap*); todas ellas son comunes en los litorales rocosos. Cabe destacar que no se recogieron otras especies de in-

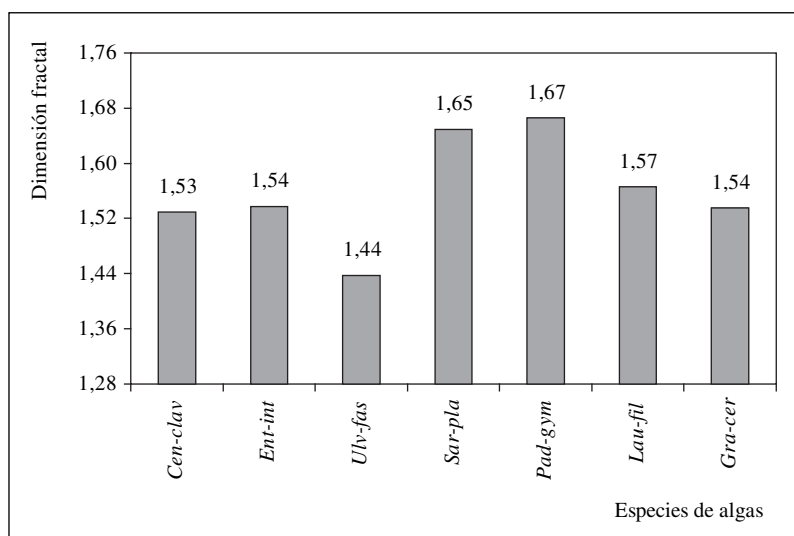


Figura 3. Valores de dimensión fractal de las diferentes macroalgas.

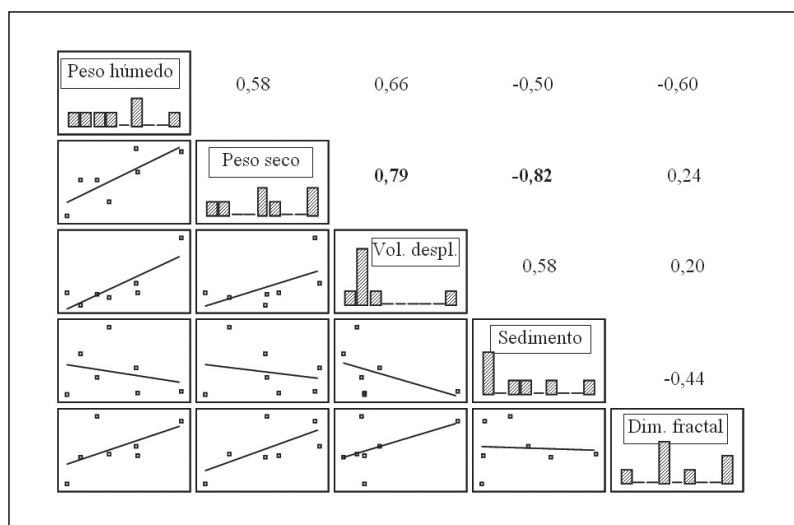


Figura 4. Correlaciones entre las diferentes variables estructurales de las macroalgas. (Vol. despl.): volumen desplazado; (Dim.): dimensión.

vertebrados con mayor riqueza en la zona de estudio, aunque en *E. intestinalis* había numerosos poliquetos.

El número de especies de anfípodos identificadas en las macroalgas no están distribuidas de forma similar (tabla I). En *S. platycarpum* se observaron todas las especies de anfípodos, y en *E. intestinalis* solamente una, lo que puede deberse, posiblemente, a su grado de complejidad. *E. intestinalis*, *C. clavulatum* y *U. fasciata* fueron las algas que registraron los menores grados de complejidad, *L. filiformis* y *G. cervicornis* tuvieron complejidades intermedias y, finalmente, *P. gymnospora* y *S. platycarpum* presentaron las complejidades estructurales más elevadas.

La especie dominante en todas las algas fue *Hyale media*, con un porcentaje de abundancia relativa del 76,29 % (tabla I); la siguiente en importancia fue *H. pygmaea* (17,24 %); el resto de las especies presentaron valores menores que el 5 %. *Bemlos unicornis* tuvo el menor porcentaje de abundancia relativa (0,43 %).

De las siete especies de anfípodos identificadas, sólo *Hyale media* fue común para todas las algas; las demás especies presentaron un porcentaje de frecuencia de aparición relativa entre 71,43 % y 14,29 % en las diferentes macroalgas seleccionadas (tabla I).

Las densidades de los anfípodos variaron desde 1,28 indiv/g de peso húmedo del alga, hasta 8,34

Tabla I. Porcentajes de abundancia relativa de las diferentes especies de anfípodos identificados en cada una de las macroalgas seleccionadas. (A): *Gracilaria cervicornis*; (B): *Centroceras clavulatum*; (C): *Enteromorpha intestinalis*; (D): *Laurencia filiformis*; (E): *Padina gymnospora*; (F): *Ulva fasciata*; (G): *Sargassum platycarpum*; (ARP): abundancia relativa en promedio; (FAR): frecuencia de aparición relativa.

Especies	A	B	C	D	E	F	G	ARP (%)	FAR (%)
<i>Hyale media</i>	95,5	97,9	100,0	91,1	50,0	92,0	61,9	76,3	100,0
<i>Hyale pygmaea</i>	3,3	2,1		8,9	28,6	4,0	31,3	17,2	71,4
<i>Elasmopus rapax</i>					10,7		1,8	4,8	28,6
<i>Elasmopus pocillimanus</i>							2,1	0,9	14,3
<i>Ampithoe marcuzzii</i>	1,2				8,3		1,1	2,4	57,1
<i>Batea carinata</i>					2,4	4,0	0,7	0,7	42,9
<i>Bemlos unicornis</i>							1,1	0,4	14,3
Total especies	3	2	1	2	5	3	7		

indiv/g de peso húmedo; *E. intestinalis* tuvo la menor densidad media y *S. platycarpum* la mayor, seguida de *G. cervicornis* con 8,28 indiv/g de peso húmedo (figura 5).

El alga con el mayor índice de diversidad fue *P. gymnospora*, con un valor de 1,73, seguida de *S. platycarpum* (1,51), mientras que *E. intestinalis* presentó el mínimo valor de diversidad de organismos (1,00) (tabla II).

Tabla II. Índice de diversidad determinado mediante el número de Hill para las diferentes macroalgas seleccionadas.

Especie de alga	Número de Hill (N_1)	Rango	N.º de especies (S)
<i>Centroceras clavulatum</i>	1,04	(1,00-1,15)	2
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	1,00	1,00	1
<i>Ulva fasciata</i>	1,16	(1,00-1,22)	3
<i>Sargassum platycarpum</i>	1,51	(1,00-1,53)	7
<i>Padina gymnospora</i>	1,73	(1,00-1,62)	5
<i>Laurencia filiformis</i>	1,13	(1,00-1,19)	2
<i>Gracilaria cervicornis</i>	1,10	(1,00-1,12)	3

Relaciones entre la comunidad de anfípodos y la estructura de las macroalgas

No todas las variables estructurales de las macroalgas parecen tener relación con la densidad de anfípodos (tabla III), y sólo algunas de ellas tienen una relación significativa. El peso húmedo, el peso seco y el volumen desplazado parecen ser los factores que pueden influir más sobre la comunidad de organismos, aunque los valores de R^2 indiquen que hay poca relación entre estas variables estructurales y la densidad de anfípodos. De ellas, las que, al parecer, guardarían relación con la abundancia relativa de los anfípodos asociados a las diferentes macroalgas, serían el peso seco, el volumen desplazado y los sedimentos asociados, que tienen mayor influencia sobre la comunidad de anfípodos (tabla IV).

La dimensión fractal de las algas seleccionadas demuestra tener relación con la abundancia, la densidad y la diversidad de las especies de anfípodos.

Figura 5. Número de individuos promedio que fueron identificados en 10 g de peso húmedo (p. h.) de cada macroalga.

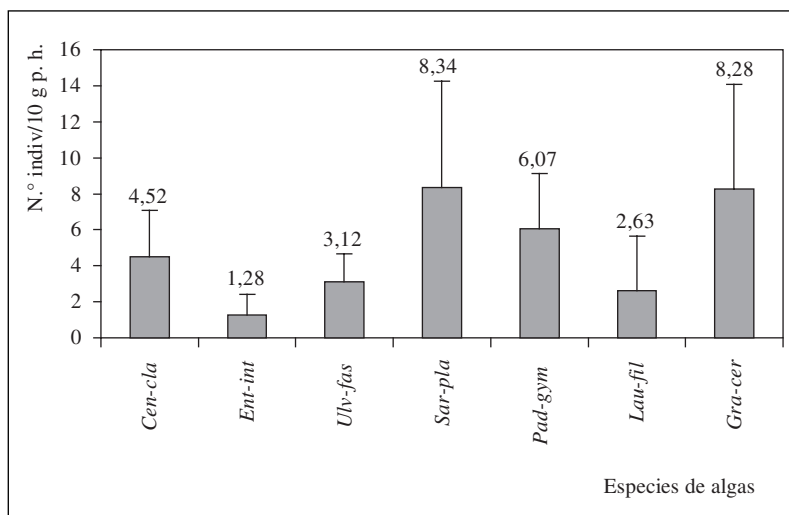


Tabla III. Relaciones entre las variables estructurales de las macroalgas y la densidad de anfípodos. (β): pendiente de la recta; (R^2): coeficiente de correlación; (*): valores significativos.

Especies de algas	Variables	Valores de β	Valores de R^2
<i>Centroceras clavulatum</i>	Peso húmedo	0,57 (*)	0,32
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	Peso seco	-0,47 (*)	0,23
<i>Ulva fasciata</i>	Volumen desplazado	0,48 (*)	0,33
	Peso seco	-0,45	0,11
	Sedimentos asociados	-0,39	0,15
<i>Ulva fasciata</i>	Volumen desplazado	-0,41	0,15
	Sedimentos asociados	0,24	0,18
<i>Padina gymnospora</i>	Peso seco	0,63	0,19
	Sedimentos asociados	-0,55	0,21
<i>Laurencia filiformis</i>	Peso húmedo	0,57 (*)	0,32
	Volumen desplazado	-0,25	0,14
	Sedimentos asociados	0,45	0,22
<i>Gracilaria cervicornis</i>	Peso húmedo	-0,64	0,16
	Peso seco	0,35	0,22

Tabla IV. Relaciones entre las variables estructurales de las macroalgas y la abundancia relativa de anfípodos. (*): valores significativos.

Especies de algas	Variables	Valores de β	Valores de R^2
<i>Centroceras clavulatum</i>	Volumen desplazado	0,67 (*)	0,45
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	No se pudo relacionar		
<i>Ulva fasciata</i>	Peso húmedo	-0,50	0,22
	Peso seco	-0,50 (*)	0,52
	Volumen desplazado	0,92	0,34
	Sedimentos asociados	-0,49 (*)	0,50
<i>Sargassum platycarpum</i>	Peso húmedo	0,30	0,36
	Sedimentos asociados	0,36	0,28
<i>Padina gymnospora</i>	Peso húmedo	-0,72	0,30
	Peso seco	0,28	0,40
	Volumen desplazado	0,35	0,01
	Sedimentos asociados	-0,44 (*)	0,70
<i>Laurencia filiformis</i>	Sedimentos asociados	0,32	0,01
<i>Gracilaria cervicornis</i>	Peso seco	0,38	0,43

dos cuando se analizan todas las algas en conjunto (tabla V). De estos tres factores que describen la comunidad de anfípodos, sólo la diversidad posee una relación significativa (figura 6), además de ser la única que posee una correlación alta ($R^2 = 0,72$), por lo que se podría afirmar que las algas que pose-

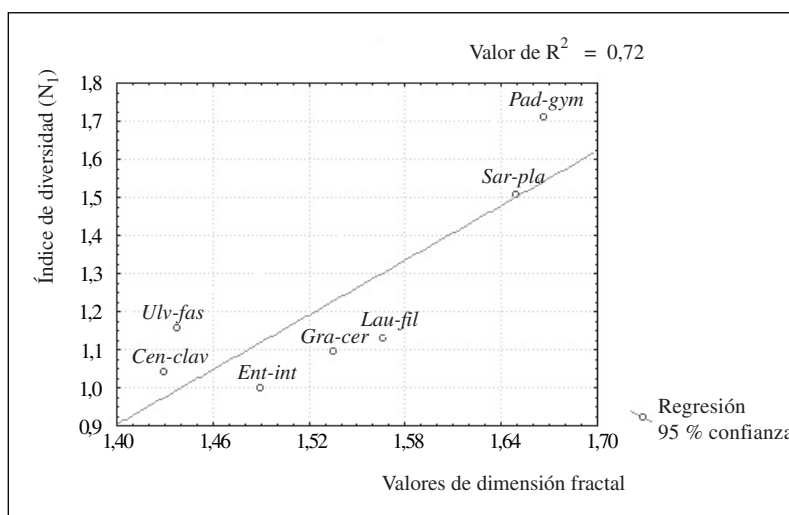
en valores de dimensión fractal más elevados tendrían mayor diversidad de especies de anfípodos.

Es importante señalar que los valores de R^2 son bajos en la mayoría de las variables estructurales que tienen relación con la densidad, la abundancia y la diversidad de especies de anfípodos en las diferentes macroalgas, por lo que, aunque esta relación parece ser significativa, la significatividad no es alta según la regresión lineal. El valor observado de R^2 en la relación de la dimensión fractal con la diversidad de especies es suficientemente significativo como para afirmar que existe mucha relación entre la diversidad de anfípodos y la dimensión fractal de las macroalgas.

Tabla V. Relaciones entre la dimensión fractal y la abundancia, la densidad y la diversidad de especies de anfípodos en todas las macroalgas. (*): valores significativos.

Variable a comparar	Valores de β	Valores de R^2
Abundancia	0,61	0,38
Densidad	0,56	0,31
Diversidad de especies	0,84 (*)	0,72

Figura 6. Correlación entre la diversidad de especies de anfípodos encontradas en cada macroalga y la dimensión fractal en cada una de ellas.



DISCUSIÓN

En las diferentes macroalgas se observó la dominancia de una especie de anfípodo (*Hyale media*), que tuvo siempre el mayor porcentaje de abundancia relativa. Esta misma tendencia es observada por Buschmann (1990), quien señala al género *Hyale* para tres especies de algas presentes en Chile. Este anfípodo se encuentra también asociado a macroalgas en algunos litorales rocosos de Brasil, y en gran abundancia (Tararam, Wakabara y Leite, 1986 y Wakabara, Tararam y Takeda, 1983). Estos autores señalan que la presencia de esta especie dominante puede deberse a las adaptaciones morfológicas que posee para habitar en lugares muy expuestos al oleaje.

Es importante destacar que, aunque únicamente en *S. platycarpum* estuvieron presentes todas las especies de anfípodos, ésta no fue el alga que presentó el mayor índice de diversidad, pues su distribución de anfípodos fue muy desigual; en *P. gymnospora* la distribución fue más equitativa y, por eso, presentó la mayor diversidad de especies, seguida de *S. platycarpum*; la menor diversidad se observó en *E. intestinalis*, en la que sólo se identificó una especie de anfípodo.

Bartholomew, Díaz y Cicchetti (2000) indican que las variables estructurales, como el área superficial, el volumen desplazado por el alga y la biomasa, y el parámetro densidad de individuos, son predictores pobres de la complejidad de un hábitat. Estos autores crean un nuevo índice de complejidad basado en la relación entre la cobertura

total del alga en un espacio determinado y el tamaño de los espacios debidos a la ramificación de la misma; este índice es relevante, únicamente, para la relación depredador-presa, y no toma en cuenta otros factores que afectan a los organismos asociados, como, por ejemplo, la disponibilidad de alimento y la severidad del estrés físico.

La biomasa es una magnitud que tiene influencia sobre la comunidad de invertebrados independientemente de la estructura física del alga, y es razonable esperar que, con mayor biomasa, existirá más espacio y, por tanto, se observará un mayor número de individuos; y esto es debido al tamaño del alga, y no a su complejidad (Edgar, 1983a; Hernández, 1984; Metaxas, Hunt y Scheibling, 1994; Tararam, Wakabara y Leite, 1986). Esta tendencia se observa en el presente estudio, donde algas como *S. platycarpum* y *G. cervicornis*, las que mayor peso húmedo tenían, poseen un gran número de organismos. Casi con seguridad, si en la toma de muestras se hubiesen seleccionado las algas de mayor tamaño, y en consecuencia con mayor biomasa, la abundancia de anfípodos sería mucho mayor.

Al investigarse aquí las relaciones entre variables biométricas de las algas, como la biomasa, el volumen desplazado y los sedimentos asociados a las matrices de las mismas, y parámetros de la comunidad de anfípodos, como la densidad, la abundancia y la diversidad de especies, se ha podido observar que ninguna de estas relaciones fue común en todas las macroalgas seleccionadas; de hecho, existieron especies de algas en las que no se observó correspondencia alguna (como en el caso de *E.*

intestinalis con respecto a la abundancia y la diversidad de especies). Esto puede deberse a que estas variables dependen, en cierta medida, del tamaño del alga, y no de su morfología.

El grado de ramificación es otra característica que puede ser indicadora de la complejidad de un alga (Hernández, 1984; Littler, Taylor y Littler, 1983; Metaxas, Hunt y Scheibling, 1994; Tararam, Wakabara y Leite, 1986). Varios autores (Edgar, 1983a,b; Tararam, Wakabara y Leite, 1986; Chavanich y Wilson, 2000) encuentran relaciones entre la abundancia de anfípodos y el grado de ramificación de las algas, y concluyen que las algas aplanadas y finamente filamentosas tienen una diversidad y heterogeneidad de anfípodos baja respecto de aquéllas muy ramificadas.

Los resultados aquí obtenidos –tendencia al aumento del valor de la dimensión fractal a medida que la morfología del alga es más compleja– son similares a los aportados por Vizoso (1996) quien señala que *Ulva* sp., un alga laminada y simple, posee menores valores de dimensión fractal (Littler, Taylor y Littler, 1983), mientras que *Laurencia* sp. y *Sargassum* sp. tienen valores más altos y son algas más complejas y ramificadas (Metaxas, Hunt y Scheibling, 1994).

La abundancia y densidad de anfípodos presentes en las diferentes macroalgas estudiadas en la plataforma rocosa de Taguao tuvieron una relación escasa con la dimensión fractal; en cambio, la diversidad de especies está altamente relacionada con la morfología de las algas, ya que si la composición taxonómica de la comunidad de anfípodos depende de la complejidad morfológica presente en cada una de las algas, es razonable esperar, entonces, que exista una mayor diversidad de especies a medida que la complejidad morfológica de estas algas sea mayor. Estos resultados son similares a los observados por Dean y Connell (1987b), que constatan la tendencia a una mayor diversidad de especies de anfípodos en aquellas algas cuyas complejidades morfológicas son mayores. Knowles y Bell (1998) también encuentran correlaciones positivas entre la diversidad de crustáceos asociados a algas y las diferencias morfológicas.

También Edgar (1983b) observa una diversidad más amplia de invertebrados en algas con mayor complejidad estructural. Hacker y Steneck (1990) observaron relaciones entre la diversidad de anfípodos y el aumento de la complejidad de las macroalgas a las que están asociadas.

A través de los resultados obtenidos se ha podido determinar que el mejor parámetro para describir el grado de complejidad de un alga es la dimensión fractal, ya que es una herramienta basada, principalmente, en la morfología del alga a través del grado de ramificación de la misma y es independiente de su tamaño. Además, es más razonable asociar una mayor abundancia o diversidad de especies de anfípodos a un hábitat que es complejo debido a su forma y no a su tamaño; y esto se debe, principalmente, a que a medida que un alga posee mayor grado de ramificación, es probable que existan más nichos y otros refugios para los organismos. En cambio, el hecho de que un alga posea un gran tamaño (lo cual puede estar asociado a una gran biomasa y un amplio volumen desplazado) no implica que esta sea más compleja.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren expresar su más sincero agradecimiento a Eduardo Klein por su colaboración en el tratamiento estadístico de los datos, a Yusbelly Díaz y Arrigo Luchetti por su inestimable ayuda en la culminación del trabajo y a Armando Castro por su colaboración en las labores de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abele, L. G. 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology* 55: 156-161.
- Abele, L. G. 1976. Coral heads as islands: an analysis of area effects. *Journal of Biogeography* 3: 3-48.
- APHA, AWWA y WPCF. 1985. *Standard Methods. For the examination of water and freshwater*. 6.ª Edición. Joint Editorial Board. Washington, D.C., EE UU: 1 268 pp.
- Ardito, J. 1994. *Algunos aspectos de la estructura de la comunidad intermareal de macroalgas marinas en una región del Litoral Central de Venezuela*. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela: 122 pp.
- Barnard, J. L. 1969. *The families and genera of marine gammaridean Amphipoda*. Smithsonian Institution. Washington, EE UU: 535 pp.
- Barnard, J. L. y G. S. Karaman. 1991. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (Except marine Gammaroids). Part 1. *Records of the Australian Museum Supplement* 13 (1-2): 1- 866.
- Bartholomew, A., J. Díaz y G. Cicchetti. 2000. New dimensionless indices of structural habitat complexity: predicted and actual effects on predator's foraging success. *Marine Ecology Progress Series* 206: 45-58.

- Bradbury, R. y R. Reichelt. 1983. Fractal dimensions of a coral reef at ecological scales. *Marine Ecology Progress Series* 10: 169-171.
- Buschmann, A. H. 1990. Intertidal macroalgae as refuge and food for Amphipoda in Central Chile. *Aquatic Botany* 36: 237-245.
- Chavanich, S. y K. Wilson. 2000. Rocky intertidal zonation of Gammaridean Amphipods in Long island sound, Connecticut. *Crustaceana* 73 (7): 835-846.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 169-192.
- Dean, R. L. y J. H. Connell. 1987a. Marine invertebrates in algal succession. I. Variations in abundance and diversity with succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109: 195-215.
- Dean, R. L. y J. H. Connell. 1987b. Marine invertebrates in algal succession. II. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109: 217-247.
- Dean, R. L. y J. H. Connell. 1987c. Marine invertebrates in algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109: 249-273.
- Díaz, Y. J. 2001. *Contribución al conocimiento del orden Amphipoda de la costa centro-occidental de Venezuela*. Tesis doctoral. Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela: 542 pp.
- Edgar, G. L. 1983a. The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. I. Seasonal change in plant and animal populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 70: 159-179.
- Edgar, G. L. 1983b. The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. III. Patterns of species diversities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 70: 181-203.
- Edgar, G. J. 1992. Patterns of colonization of mobile epifauna in a Western Australian seagrass bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 157: 225-246.
- Fenwick, G. D. 1976. The effect of wave exposure on the amphipod fauna of the alga *Caulerpa brownii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 25: 1-18.
- Galan, A. 1984. *A systematic study of Amphipoda (Crustacea) of the Caribbean coast of Venezuela*. Tesis doctoral. Department of Pure and Applied Biology. Imperial College of Science and Technology. Universidad de Londres. Londres: 422 pp.
- Gee, J. M. y R. M. Warwick. 1994. Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 103: 141-150.
- Hacker, S. y R. Steneck. 1990. Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology* 71 (6): 2269-2285.
- Hernández, L. 1984. *Características generales de la fauna asociada a macroalgas del intermareal rocoso*. Tesis de licenciatura. Centro de Investigaciones Marinas. Facultad de Biología. Universidad de La Habana. La Habana, Cuba: 23 pp.
- Hicks, G. R. F. 1977a. Observations of substrate preference of marine phytal harpacticoids (Copepoda). *Hydrobiology* 56: 7-9.
- Hicks, G. R. F. 1977b. Species composition and zoogeography of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait, and their contribution to total phytal meiofauna. *New Zealand Journal of Marine Freshwater* 11: 441-469.
- Hicks, G. R. F. 1980. Structure of phytal harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 44: 157-192.
- Hicks, G. R. F. 1982. Habitat structure, disturbance, and equilibrium in crustacean communities. *Marine Ecology* 3: 41-51.
- Johnson, M. 1970. Variations in diversity within benthic marine communities. *American Naturalist* 104: 285-308.
- Knowles, L. y S. Bell. 1998. The influence of habitat structure in faunal-habitat associations in a Tampa Bay seagrass system, Florida. *Bulletin of Marine Science* 62 (3): 781-794.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. EE UU: 654 pp.
- Lewis III, F. G. 1987. Crustacean epifauna of seagrass and macroalgae in Apalachee Bay, Florida, EE UU. *Marine Biology* 94: 219-229.
- Littler, M., P. Taylor y D. Littler. 1983. Algal resistance to herbivory on a Caribbean Barrier Reef. *Coral Reefs* 2: 111-118.
- Menge, B. A., J. Lubchenco y L. R. Ashkenas. 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical intertidal community. *Oecologia* (Berlín) 65: 394-405.
- Metaxas, A., H. Hunt y R. Scheibling. 1994. Spatial and temporal variability of macrobenthic communities in tidepools on a rocky shore in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 105: 89-103.
- Naim, O. 1988. Distributional patterns of mobile fauna associated with *Halimeda* sp. on the Tiahura coral-reef complex (Moreea, French Polynesia). *Coral Reefs* 6: 237-250.
- Nelson, W. G. 1979. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 38: 225-245.
- Ortíz, M. 1994. Clave gráfica para la identificación de familias y géneros de anfípodos del suborden Gammaridea del Atlántico Occidental Tropical. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betón* 23: 59-101.
- Poore, A. G. 1994. Selective herbivory by amphipods inhabiting the brown alga *Zonaria angustata*. *Marine Ecology Progress Series* 107: 113-123.
- Spight, T. M. 1977. Diversity of shallow-water gastropod communities on temperate and tropical beaches. *American Naturalist* 111: 1077-1097.
- Stoner, A. W. 1980. Perception and choice of substratum by epifaunal amphipods associated with seagrasses. *Marine Ecology Progress Series* 3: 105-111.
- Tararam A. S., Y. Wakabara y P. P. Leite. 1986. Vertical distribution of amphipods living on algae of Brazilian intertidal rocky shores. *Crustaceana* 51 (2): 183-187.
- Taylor, R. B. y R. G. Cole. 1994. Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series* 115: 271-282.

- Viejo, R. 1999. Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. *Aquatic Botany* 64: 131-149.
- Virnstein, R. W. y R. K. Howard. 1987. Motile epifauna of marine macrophytes in the indian River Lagoon, Florida. I. Comparisons among three species of seagrasses from adjacent beds. *Bulletin of Marine Science* 41 (1): 1-12.
- Vizoso, B. 1996. *Dimensión fractal de macroalgas y estructura de la comunidad de invertebrados marinos*. Tesis de licenciatura. Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela: 23 pp.
- Wakabara, Y., A. S. Tararam y A. M. Takeda. 1983. Comparative study of the amphipod fauna living on *Sargassum* for two Itahaém shores Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 3 (4): 602-607.